

УДК 576.895.771

АДАПТАЦИИ БЛОХ (SIPHONAPTERA) К ПАРАЗИТИЗМУ

© С. Г. Медведев

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: smedvedev@zin.ru
Поступила 25.04.2017

Статья посвящена особенностям строения блох, которые обусловлены паразитированием на млекопитающих и птицах. На основе данных о разнообразии признаков строения обосновывается ведущая роль в адаптивной эволюции отряда структур фронтального и нототрохантерального комплексов. Рассмотрены особенности пуликоидного, ишнопсиллоидного, палеопсиллоидного и генерализованного морфотипов, примеры узких морфологических специализаций, а также их распределение по 5 группам хозяев, которые различаются по степени подвижности и приуроченности к гнездово-норовому образу жизни.

Ключевые слова: блохи, строение, адаптации к паразитизму, морфотипы.

Ранее адаптивные особенности блох были рассмотрены мной в цикле публикаций, в которых анализировались признаки хетомы и ктенидиев, а также строения головы и груди (Медведев, 2003а, б, 2004, 2005). Позднее был предложен кадастр 446 состояний 114 признаков строения взрослых блох (Медведев, 2015а, б, 2016а, б). Эти данные позволили впервые количественно оценить разнообразие строения 15 функциональных комплексов 3 тагм тела.

Настоящая публикация обобщает данные об особенностях строения блох, которые обусловлены паразитизмом на млекопитающих и птицах. Кроме того, рассмотрены основные морфотипы блох и примеры более узких специализаций, а также их распределение по группам хозяев, различающихся по степени подвижности и приуроченности к гнездово-норовому образу жизни.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ БЛОХ КАК ЭКТОПАРАЗИТОВ

Отряд блох (Siphonaptera) объединяет вторично бескрылых кровососущих насекомых с полным превращением, имаго которых является эктопаразитами теплокровных животных. Большая часть видов блох (94 %) пара-

зителирует на млекопитающих, ведущих преимущественно норный образ жизни, и значительно меньшая часть (6 %) паразитирует на птицах (Вашенко, 1988; Медведев, 1997). Свободноживущая личинка блох постоянно обитает в гнезде хозяина, а их имаго приспособлено к обитанию как на теле теплокровного хозяина, так и в субстрате его гнезда.

К настоящему времени сложилось мнение о большем влиянии на распространение видов блох биотопических условий. Это подтверждается данными о частоте встречаемости блох с различными типами паразито-хозяинной специфичности и приуроченности к телу прокормителя-хозяина. Так, согласно сделанным ранее подсчетам (Медведев, 2002), 563 вида блох, или 34 % от их общего числа в отряде, известны с одного вида хозяина. Однако только шестая часть из этих видов относится к подтвержденным моноксенным видам. Большая же часть из них известна по отдельным находкам, сделанным с одного вида хозяина. Кроме того, виды блох известны: 1) с нескольких видов хозяев, принадлежащих к одному роду (олигоксенные паразиты) (78 видов, или 4 %); 2) с хозяев из нескольких родов, принадлежащих одному семейству (мезоксенные паразиты) (234 вида, или 13 %); 3) с хозяев из нескольких семейств одного отряда (поликсенные паразиты) (259 видов, или 15 %); 4) с хозяев, виды которых принадлежат к разным отрядам (эвриксенные паразиты) (609 видов, или 34 %). Таким образом, в отряде преобладают виды блох, способные паразитировать на нескольких видах хозяев.

По степени приуроченности к телу хозяина (Иофф, 1941; Вашенко, 1988) были выделены 4 экологические группы: «блохи гнезда», «блохи шерсти», блохи — «полустационарные» и «стационарные» паразиты. Большинство видов отряда принадлежит к группе «блох гнезда», продолжительность нахождения на теле хозяина которых ограничивается временем необходимым для приема ими пищи. При этом связь с убежищем прокормителя у этих блох сохраняется во все периоды жизни. Вашенко (1988) отнес к этой экологической группе и те виды блох, степень приуроченности которых к телу хозяина меняется в зависимости от времени года. «Блохи шерсти», попав на подходящего прокормителя, находятся на его теле постоянно, но при этом не утрачивают способности передвигаться и менять хозяина. Эта группа представлена узким кругом видов. Следует отметить, что большинство видов блох занимает промежуточное положение по типу паразитизма между типичными «блохами гнезда» и «блохами шерсти». К «полустационарным» паразитам принадлежат виды, которые могут самопроизвольно открепляться, переходя на другое место или меняя прокормителя. К «стационарным» паразитам относятся те виды блох, которые внедряются в кожу хозяина, а также виды, прикрепляющиеся к коже с помощью хоботка. Общее количество видов «полустационарных» и «стационарных» паразитов не превышает 70.

Блохам свойственны многие признаки строения, свидетельствующие о монофилетичности отряда: единый план строения головы (имеет хорошо выраженное деление глубокой усиковой ямкой на переднюю и заднюю части), груди (фрагм, аподем и гребней), полового аппарата (половой клешни и эдеагуса), а также сенсорного вооружения. Так, у всех представителей отряда на голове имеется постоянное число кампаниформных сенсилл, а на 9-м и 10-м сегментах брюшка — уникальный сенсорный ор-

ган — пигидий. Сходными группами сенсилл вооружены антенны и ротовой аппарат, а также коксы ног (Медведев, 2004).

Грудные сегменты блох полностью обособлены друг от друга, тогда как у прочих насекомых с полным превращением средне- и заднегрудь вместе с крыловыми структурами объединены в единый птероторакс. Блохам также присущ хорошо развитый переднегрудной сегмент, нижняя часть которого — корытообразная проплевростерна, вытянутая кпереди так, что ее верхний край охватывает нижний край головной капсулы до перистомального отверстия.

В свое время Смит (Smit, 1972) предположил, что предки блох были падальщиками (scavengers), обитавшими в норах хозяев и утратившими крылья в процессе перехода к паразитизму. Эти насекомые имели грызущие ротовые части, которые в дальнейшем модифицировались в колюще-сосущий хоботок, необходимый для кровососания. Однако более вероятным представляется то, что предки блох утратили крылья много раньше, иначе вместо бескрылых блох сформировалась бы еще одна группа летающих кровососов, подобных комарам, мокрецам, мошкам или москитам, которые не нуждались бы в выработке специальных адаптаций, необходимых для поддержания устойчивой связи с прокормителем.

В целом же особенности строения взрослых блох можно охарактеризовать как результат адаптивного компромисса, с одной стороны, необходимостью находиться в гнезде прокормителя и на нем самом для питания, и, с другой стороны, риском быть раздавленным хозяином при его попытках избавиться от кровососа. Адаптивным «ответом» блох являются относительно небольшие размеры (в среднем от 4 до 7 мм), узкое, уплощенное с боков, тело с клиновидной головой, гибкое сочленение сегментов груди, подвижные передние и удлинённые прыгательные средние и задние ноги, вооруженные развитыми хватательными коготками. Благодаря этому блохи способны как активно перемещаться сквозь волосы шерсти хозяина или микрочастицы на поверхности почвы, так и прыгать на расстояние, более чем в 100 раз превышающее их собственную длину.

Указанными признаками строения блохи выделяются среди таких кровососущих эктопаразитов млекопитающих, как вши и клопы, а также мухи семейств Nycteribidae и Hippoboscidae, тело которых уплощено дорсовентрально, а ноги широко расставлены, что позволяет двигаться над шерстным покровом хозяина. В то же время блохи сходны с непаразитическими насекомыми, которые обитают в стесненном пространстве. Так, уплощенное с боков тело и удлинённые прыгательные ноги характерны, например, для бескрылых кобылок конофим (род *Conophyma* из отряда Orthoptera) или ледничников (род *Boreus* из отряда Mecoptera). При этом, судя по некоторым особенностям строения (Медведев, 2003) и сходству 4 генов (Whiting, 2002; Whiting et al., 2008), блохи и ледничники наиболее близки друг к другу филогенетически.

Можно предположить, что предки блох были близки к современным паразитам землеройковых — блохам рода *Palaeopsylla*. Несколько видов этого рода известны из балтийского янтаря, который датируется эоценом и олигоценом. Как и современные землеройки, древние млекопитающие отличались чрезвычайно мелкими размерами и весом. Полагают, что небольшие размеры облегчали преследование мелкой добычи вблизи от земли в

гуще растительности, избегая нападения хищных динозавров (Кэррол, 1993). Обитание современных землероек также ограничивается охотничьим участком в несколько десятков квадратных метров. Таким образом, уже бескрылые предки блох, как и блохи рода *Palaeopsylla*, могли подстергать своих прокормителей на постоянных маршрутах их перемещений. Наличие же выводковых нор с их относительно стабильным микроклиматом способствовало формированию еще более устойчивой связи бескрылых блох с теплокровными хозяевами-прокормителями. Это создало предпосылки для освоения блохами различных ландшафтных зон, включая бореальные.

В облике современных блох следует выделить 4 наиболее важные особенности строения, обусловленные адаптациями к паразитированию на теплокровных хозяевах в условиях гнезда или норы. В первую очередь следует отметить модификации: 1) головы и груди для активного движения в стесненных условиях, 2) груди и ног для прыжка, 3) наружных склеритов и хетомы для защиты сочленений сегментов, 4) сенсорного аппарата для улавливания движения хозяев.

1) Голова и переднегрудь блох слиты в единый фронтальный комплекс (Медведев, 2002), который способен при движении отклоняться вбок, вверх и вниз относительно двух прочих сегментов груди. Лицевая часть головной капсулы имеет клиновидную форму, а коксы передней пары ног и максиллярные пластинки (модифицированные 1-е членики щупиков) — щитовидную. Коксы плотно смыкаются своими передними краями, прикрывая основание и большую часть хоботка. Таким образом, как в верхней, так и в нижней части фронтальный комплекс обращен кпереди килевидным фасом, что обеспечивает обтекание тела блох волосами хозяина. При этом укороченные ноги передней пары служат для ходьбы и подтягивания тела. Благодаря их сочленению с переднегрудью (проплевростерной) посредством только одного мышелка, они могут совершать круговые движения и отводиться вбок под большим углом.

2) Средний и задний сегменты груди блох более высокие, чем передний. Внутри их проходят длинные и хорошо развитые дорсовентральные прыгательные мышцы. Скелетные структуры, служащие местами их прикрепления, составляют нототрохантеральный морфофункциональный комплекс (Медведев, 1991б). В частности, их широкие основания крепятся к спинкам (нотумам) и (плеврам) средне- и заднегруды, а сухожилия мышц (тендоны) — к основанию трохантера. Коксы средних и задних ног имеют трапецевидную форму. Они могут слабо отклоняться вбок, так как сочленяются с грудью 2 мышелками, расположенными на наружном и внутреннем крае.

3) Модификации наружных склеритов и хетомы для защиты сочленений сегментов включают в первую очередь наличие щетинок различной длины и толщины, а также гребней (ктенидиев), которые образованы сомкнутыми в основании зубцами. Щетинки прилегают к телу или располагаются к нему под небольшим углом, отводя волосы хозяев. В отличие от щетинок зубцы ктенидиев не имеют подвижного сочленения с телом. Они представляют собой массивные, сильно склеротизованные, темнопигментированные, широкие и плоские образования. У блох ктенидии могут присутствовать на передней части головы, на заднем крае нотумов передне- и заднегруды (они всегда отсутствуют на спинке среднегруды), а также от-

дельных тергитах брюшка.¹ Ктенидии блох представляют собой более специализированные образования, чем утолщенные щетинки, из которых образованы так называемые ложные гребни, имеющиеся у некоторых видов блох (например, на 7-м тергите блох рода *Nycteridopsylla*) или гребни мух сем. *Nycteribiidae* и жука *Platypsyllus castoris* Ritsema, 1869 (бобровой блохи).

Происхождение и функция зубцов ктенидиев являются предметом дискуссий. Наиболее распространено мнение о закоривающей функции ктенидиев. Однако расстояния между вершинами зубцов ктенидиев и диаметром волос хозяев коррелирует только с толщиной наиболее тонких пуховых волосков (Медведев, 2001). Важно заметить при этом, что в отличие от коготков лапок не отмечено ни одного случая обнаружения застрявших волос хозяина между зубцами ктенидиев головы и груди. Вероятно, предки блох имели группы утолщенных щетинок, расстояние между которыми позволяло кровососу закрепиться в шерсти прокормителя. В дальнейшем из протоктенидиев сформировались типичные гребни блох. Можно предположить, что они могут: 1) защищать места сочленения головы и ротового аппарата, сегментов груди и брюшка от внешнего воздействия; 2) обеспечивать скольжение в густой шерсти хозяина; 3) препятствовать сдавливанию блох при «скусывании» хозяином. К последнему следует добавить, что место прикрепления ктенидия на пронотуме сильно утолщено (склеротизовано), что придает дополнительную упругость стенкам переднегруди при сдавливании тела.

Происхождение ктенидиев, по мнению автора, может быть объяснено, исходя из следующей особенности строения блох. Сегменты груди и брюшка блох полностью открыты с задней стороны, благодаря чему они могут вдвигаться внутрь друг друга. При этом задний край грудных и брюшных сегментов вытянут в виде воротничка, который прикрывает межсегментные мембраны и передний край следующего сегмента. Редукция задней части сегментов привела к смещению щетинок на кромку воротничка, где они модифицировались в плоские массивные зубцы. Среди современных представителей² отряда имеются примеры образования утолщенных или шипообразных щетинок, расположенных на краях тергитов, а также у переднего края сильно суженной кпереди головной капсулы с килевидным лбом. На среднегруди ктенидии у блох всегда отсутствуют, однако на внутренней поверхности воротничка имеются узкие непигментированные выросты, называемые псевдосетами. Как и зубцы ктенидиев, псевдосеты не имеют сочленения с телом и представляют собой рудимент хетомы задней части нотума среднегруди.

Ктенидии на голове могли возникнуть из щетинок редуцированного хетомы вентральной поверхности щек и внутренней стенки усиковых ямок. Сместившись на угловатый нижний край головы или усиковой ямки, они трансформировались в плоские зубцы, образовав щечные ктенидии.

4) Наиболее своеобразными сенсорными органами блох являются сильно модифицированный сложный глаз и пигидий. Модификации сложного

¹ Брюшные ктенидии имеются, например, у «блох гнезда» из родов *Stenoponia* и *Hystrichopsylla* (Hystrichopsyllidae), блохи которых достигают в длину 5—6 мм.

² Такие шипообразные щетинки представлены, например, у отдельных видов рода *Metastivalius* (Stivaliidae), у всех видов родов *Striopsylla* и *Idiochaetis* (Pygiopsyllidae), *Ctenophyllus* (Leptopsyllidae), а также у *Stenistomera alpina* (Baker, 1895) (Hystrichopsyllidae).

глаза, по-видимому, связаны с быстрым перемещением в пространстве во время прыжка. Пигидий блох образован хордотональными сенсиллами и нитевидными рецепторными волосками — трихоботриями, которые объединены в 2 симметричные группы на пигидиальном щитке. Трихоботрии способны воспринимать слабые потоки воздуха и звуковые колебания воздушной среды при поиске прокормителя и для контроля собственной локомоторной активности (Иванов, 1993). Пигидий блох является эволюционным новообразованием, свойственным исключительно данному отряду насекомых.

Следует отметить также некоторые поведенческие адаптации, которые позволяют блохам противодействовать попыткам хозяина освободиться от них. Они касаются локализации этих эктопаразитов в труднодоступных для счесывания хозяином местах тела, в частности, таких, как затылок и шея. Вероятно, в связи с этим у многих видов отряда блох ктенидии на голове отсутствуют.

По последним данным, некоторые виды блох способны отличать один вид хозяина от другого по запаху (Krasnov et al., 2002). Есть также сведения о способности блох в экспериментальных условиях отличать хозяев самцов от хозяев самок (Khokhlova et al., 2011), ювенильных и субадультных хозяев от взрослых (Hawlena et al., 2007).

МОРФОТИПЫ БЛОХ

Наиболее часто у блох подвержены модификациям структуры фронтального и нототрохантерального комплексов (см. таблицу). Это согласо-

Распределение признаков строения и их состояний по морфофункциональным комплексам блох (подробнее см.: Медведев, 2015а, б, 2016а, б)

Distribution of morphological characters and their states among morphological-functional complexes of fleas (for more detail, see: Medvedev, 2015a, б, 2016a, б)

№	Морфофункциональные комплексы	Количество признаков	Количество состояний
1	Клипеофронтальный	16	62
2	Генальный	11	55
3	Окципитальный	4	13
4	Пропорций головы	2	5
5	Переднегрудной	7	28
6	Соединительных пластинок	7	24
7	Нототоракальный	7	30
8	Нототрохантеральный	18	83
9	Пропорций груди	1	2
10	Стерноторакальный	9	36
11	Абдоминальный	2	9
12	Терминальных сегментов брюшка	1	3
13	Полового аппарата самок	3	12
14	Полового аппарата самцов	16	63
15	Модифицированных сегментов брюшка	6	21
	Всего	110	446

ется с их высокой адаптивной значимостью, что было рассмотрено выше. Так, из 446 состояний различных признаков 38 % отражают особенности строения структур фронтального комплекса, а 18 % — нототрохантерального. В частности, в головной капсуле выделены 3 основные группы структур (№ 1—3) и пропорций (№ 4) (Медведев, 1988), разнообразие которых характеризуется 169 состояниями 41 признака. Для описания модификаций скелетных образований нототрохантерального комплекса (№ 8) потребовалось выделить 83 состояния 18 признаков.

В частности, блохам свойственны головные ктенидии 9 типов (Медведев, 2001), а также разнообразие в строении хетома (Медведев, 2003, 2015a), лицевых (лобных) зубчиков, усиковых ямок и глазного бокала, мостов (соединений) между щечными отростками и тенториального моста и его ветвей (Медведев, 1988, 2015a). В среднегрудной разнообразно строение верхней части мезоплеврального тяжа, а в заднегрудной — плеврального узла (Медведев, 1991a, 2015b).

Ряд общих особенностей строения фронтального и заднегрудного комплексов позволяет выделить 5 следующих морфотипов блох.

Пуликоидный морфотип является наиболее характерным для паразитов грызунов — пуликоморфных³ блох сем. Pulicidae. Его особенностью является короткое компактное тело с узкими грудными сегментами, развитыми прыгательными структурами заднегрудной и сильно удлинёнными ногами, которые обеспечивают прыжок до 32 см. Антенны блох этого типа укорочены, почти полностью покрыты снаружи стенкой глубокой усиковой ямки. В среднегрудной соединение плеврального тяжа с нижним краем нотума редуцировано (Медведев, 1991a), в заднегрудной метаплевральный узел развит наиболее сильно среди блох (Медведев, 1991b).

Блохам прочих морфотипов присуще удлинённое тело с широкими грудными сегментами, менее выраженная способность к прыжку и удлинённые антенны, которые помещаются в открытых наружу усиковых ямках, которые могут иметь продолжение на проплевростерну.

Ишнопсиллоидный морфотип наиболее выражен у паразитов рукокрылых — цератофилломорфных блох сем. Ischnopsyllidae. Передняя часть головы этих блох сильно удлинена и сужена, а лицевая стенка — килевидная. Грудные сегменты также удлинены и гибко сочленены, ветви мезоплеврального тяжа и структуры метаплеврального узла редуцированы (Медведев, 1984), способность к прыжку при этом слабо выражена.

Признаки ишнопсиллоидного морфотипа отмечаются также и у ряда хистрихопсилломорфных блох: у американско-австралийских шлемоносных блох сем. Stephanocircidae и австралийского сем. Macropsyllidae. Представители этих семейств исходно, возможно, паразитировали на тех сумчатых, которым не свойственны гнезда. Можно предположить, что блохи данных семейств также являются «блохами шерсти». Для них характерна сильно модифицированная голова: её передняя часть уплощена и удлинена, а лицевая стенка характеризуется килевидной формой. При этом лицевая

³ Согласно ранее предложенной классификации, отряд блох делится на 4 инфраотряда: пуликоморфных (Pulicomorpha), хистрихопсилломорфных (Hystrihopsyllomorpha), пигиопсилломорфных (Pygiopsyllomorpha) и цератофилломорфных (Ceratophyllomorpha) блох (Медведев, 1994, 1998).

стенка может образовывать узкое валикообразное расширение — фронтальную пластинку (Медведев, 1984) или иметь вид обособленной части. Блохам ишнопсиллоидного морфотипа также присущи своеобразные головные ктенидии: преоральный — у блох сем. *Ischnopsyllidae*, фронтальный — у блох сем. *Stephanocircidae*, а нижнещечно-преантеннальный — у блох сем. *Macropsyllidae*.

Палеопсиллоидный морфотип наиболее характерен для паразитов насекомоядных — хистрихопсилломорфных блох рода *Palaeopsylla*. Как указывалось выше, виды этого рода паразитируют на хозяевах, не имеющих постоянных убежищ. Для блох этого морфотипа наиболее характерен высоко-выпуклый лоб. При этом его нижняя, или нисходящая, часть узкая, с килевидным лицевым краем, а верхняя, или восходящая, — более широкая, с узко-округлой поверхностью. Для блох палеопсиллоидного морфотипа характерны вертикальные, или заднещечные, ктенидии. Голову сходного «палеопсиллоидного» типа имеют также блохи сем. *Chimaeropsyllidae*, объединяющие паразитов африканских прыгунчиковых, которые, как и насекомоядные, не имеют постоянных гнезд. Килевидная форма лицевого отдела характерна и для других паразитов насекомоядных, например, для блох рода *Doratopsylla*. Их голова сильно сужается кпереди и в нижней части лицевой стенки, при этом лоб имеет покатую (не выпуклую) форму. Однако сходную или близкую форму передней части головной капсулы имеют и паразиты грызунов — «блохи шерсти» из рода *Leptopsylla* (*Leptopsyllidae*) и «блохи гнезда» из рода *Stenoponia* (*Hystri-chopsyllidae*).

Генерализованный морфотип представлен 2 вариантами. 1-й вариант морфотипа отмечается у представителей различных семейств: например, у видов родов *Coptopsylla* (*Coptopsyllidae*), *Chaetopsylla* (*Vermipsyllidae*), *Parapsyllus* и *Polygenis* (*Rhopalopsyllidae*), *Megabothris* и *Nosopsyllus* (*Ceratophyllidae*), *Paradoxopsyllus*, *Amphipsylla* и *Frontopsylla* (*Leptopsyllidae*). Для всех них характерно наличие широкой головы с целиком округлой лицевой стенкой и отсутствие ктенидиев.

2-й вариант генерализованного морфотипа характеризуется головой, передняя часть которой уплощена частично: ее лицевая стенка в нижней части более узкая, чем в верхней. Такой вариант морфотипа отмечается у блох как с головными ктенидиями, так и без них. Голова с полууплощенной передней частью несет развитый хетом. Среди обыкновенных щетинок, расположенных у границы лба и щек, выделяются более короткие и толстые. Глазные и нижнещечные гребни либо имеются, например, у блох родов *Ctenophthalmus*, *Neopsylla*, *Rhadinopsylla*, *Hystri-chopsylla* из сем. *Hystri-chopsyllidae*, либо отсутствуют — у блох родов *Amphipsylla* и *Ctenophyllus* из сем. *Leptopsyllidae*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди хозяев блох можно выделить 5 основных групп. Это, в частности, виды, которые: 1) имеют гнездовые и выводковые убежища (большая часть грызунов и некоторые из зайцеобразных); 2) не имеют гнездовых и выводковых убежищ (землеройки); 3) характеризуются особо подвижным

образом жизни (летучие мыши, копытные и хищные); 4) ведут экологически изолированный (например, подземный) образ жизни; 5) птицы.

1) Виды блох 1-й группы составили основу для адаптивной радиации и филогенетической дивергенции отряда. Для их строения наиболее характерен пуликоидный и генерализованный морфотип. Среди них отмечаются как «блохи гнезда», так и «блохи шерсти». Анализ разнообразия паразито-хозяйных связей показал, что на всех континентах прослеживается преимущественная связь видов блох этой группы с различными таксонами грызунов (Медведев, 2002). Это объясняется тем, что грызуны: 1) обладают наибольшим таксономическим разнообразием, 2) ведут норный образ жизни, 3) их разные виды и роды заселяют одни и те же биотопы.

2) Паразитами землероек являются блохи с палеопсильным морфотипом, который в наибольшей мере характерен для рода *Palaeopsylla* (подсем. Stenophthalminae), а также блох трибы Doratopsyllini (подсем. Doratopsyllinae) из сем. Hystrichopsyllidae. Палеопсильный тип отмечается у блох других семейств, как например у отмеченного выше афротропического сем. Chimaeropsyllidae.

Блохи 3—5-й групп служат примерами узких морфологических специализаций, которые находят свое проявление или в усилении определенных особенностей строения, или, напротив, в их утрате.

3) Примером «продвинутых» черт специализации является ишнопсилоидный морфотип. Кроме паразитов рукокрылых — блох сем. Ischnopsyllidae, их можно обнаружить у блох сумчатых — шлемоносной блохе *Coronapsylla jarvisi* (Rothschild, 1908) (Stephanocircidae). Этот вид паразитирует на австралийской желтоногой сумчатой мыши [*Antechinus flavipes* (Van Dyck, 1982)], способной легко бегать по потолку пещер, на котором они устраивают свои гнезда. Кроме того, на желтоногой мыши обнаружены виды таких своеобразных родов, как *Stephanopsylla* и *Macropsylla* (Macropsyllidae).

«Усиление» определенных особенностей строения отмечается у блох «стационарных» паразитов диких и домашних копытных видов родов *Dorcadia* и *Vermipsylla* (Vermipsyllidae). У представителей этих родов имеется сильно удлинённый хоботок, укороченные грудные сегменты и брюшко, способное растягиваться до 16 мм при созревании яиц. Специфическим паразитом африканских бородавочников (*Phacochoerus africanus* Gmelin, 1788) является блоха *Moeopsylla sjoestedti* Rothschild, 1908 (Pulicidae). Следует заметить, что особенностью бородавочников является рытье нор, служащих убежищем от крупных хищников. Блохи *M. sjoestedti* имеют широкие лацинии, вооруженные склеротизованными зубцами, а также очень сильно удлинённый эдеагус с S-образно изогнутой внутренней трубкой. Паразиты мунтжаков (*Muntiacus*) — блохи рода *Ancistropsylla* (Ancistropsyllidae) также имеют уникальное образование: на щеке расположена пара необычайно толстых крючковидных щетин, представляющих собой явное приспособление к удержанию на теле хозяина.

Виды блох — паразитов хищных рода *Chaetopsylla* относят к группе «блох шерсти». Они полностью лишены ктенидиев как на голове, так и на груди, имеют сильно развитый хетом, а также брюшко, способное растягиваться до 4—5 мм при созревании яиц (Иофф, Скалон, 1954; Иофф и др., 1965).

4) Различные виды блох обнаружены на таких ведущих целиком подземный образ жизни грызунах, как обыкновенный и гигантский слепыши, цокоры (Spalacidae), бамбуковые крысы (Rhizomyidae), слепушонки и прометеевы полевки (Cricetidae), тукотуковые (Ctenomyidae), некоторые восьмизубовые (Octodontidae) и гоферовые (Geomyidae). Фауна блох таких хозяев объединяет преимущественно моноксенных паразитов, что обусловлено экологической изолированностью их хозяев от своих соседей по стациям. Грызунам этих таксонов присущи мягкий и густой мех, отсутствие ворса, свойственно строительство сети кормовых ходов и наличие глубоких гнездовых и зимовочных камер. Общими особенностями ряда видов блох являются признаки утраты части хетомы (рядов и отдельных щетинок), редукция глазного бокала и метаплеврального узла заднегруди, а также удлинение члеников хоботка. Примером этого может служить паразит алтайского цокора (*Myospalax myospalax* Laxmann, 1773) — блоха монотипного рода *Brachyctenonotus* (Leptopsyllidae).

5) Среди представителей сем. Ceratophyllidae паразитами птиц являются типичные «блохи гнезда» — виды рода *Ceratophyllus*. Для видов данного рода характерно увеличение числа зубцов в ктенидиях пронотума. В этом же семействе паразитами морских птиц являются виды родов *Mioctenopsylla* и *Glaciopsyllus*. У видов этих двух родов, напротив, ктенидий пронотума редуцирован до коротких зубчиков или отсутствует полностью. На внутренней стороне воротничков сегментов груди антарктического *G. antarcticus* Smit et Dunnet, 1962 имеются псевдосеты.

Таким образом, при едином основном плане строения, обеспечивающим обитание на теле и в гнезде хозяина, блохам присуще значительное разнообразие морфологических признаков, создающих возможность широкой адаптивной радиации представителей данного отряда насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 14-04-04-01139).

Список литературы

- Ващенко В. С. 1988. Блохи (Siphonaptera) — переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л.: Наука. 163 с.
- Иофф И. Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. М. 116 с.
- Иофф И. Г., Скалон О. Н. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилежащих районов. М.: Медицина. 275 с.
- Иофф И. Г., Микулин М. А., Скалон О. И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М.: Медицина. 370 с.
- Иванов В. П. 1993. Электронно-микроскопическое исследование пигидиального рецепторного органа у блохи *Xenopsylla cheopis* Roths., 1903 (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение. 72 (3): 507—518.
- Кэрролл Р. 1993. Палеонтология и эволюция позвоночных. М.: Мир. 3: 313 с.
- Медведев С. Г. 1984. Строение головы и груди блох сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение. 63 (4): 685—699.

- Медведев С. Г. 1988. Строение головной капсулы блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение. 67 (3): 496—509.
- Медведев С. Г. 1991а. Строение груди блох (Siphonaptera). II. Энтомологическое обозрение. 70 (2): 330—344.
- Медведев С. Г. 1991б. Строение груди блох (Siphonaptera). III. Энтомологическое обозрение. 70 (4): 774—784.
- Медведев С. Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение. 73 (1): 22—43.
- Медведев С. Г. 1997. Паразито-хозяйные связи семейств блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение. 76 (2): 318—336.
- Медведев С. Г. 1998. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки. Энтомологическое обозрение. 77 (4): 916—934.
- Медведев С. Г. 2001. Особенности строения головных ктенидиев блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение. 80 (4): 797—818.
- Медведев С. Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйных связей блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение. 81 (3): 737—753.
- Медведев С. Г. 2003а. Морфологические адаптации блох к паразитизму. I. Энтомологическое обозрение. 82 (1): 40—62.
- Медведев С. Г. 2003б. Морфологические адаптации блох к паразитизму. II. Энтомологическое обозрение. 82 (4): 820—835.
- Медведев С. Г. 2004. Морфологические адаптации блох к паразитизму. III. Энтомологическое обозрение. 83 (2): 313—333.
- Медведев С. Г. 2005. Морфологические адаптации блох к паразитизму. IV. Энтомологическое обозрение. 84 (2): 276—292.
- Медведев С. Г. 2015а. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 1: общая характеристика и признаки строения головы. Энтомологическое обозрение. 95 (3): 559—588.
- Медведев С. Г. 2015б. Морфологическое разнообразие строения блох (Siphonaptera). Часть 3: общая характеристика хетома груди. Паразитология. 49 (6): 453—464.
- Медведев С. Г. 2016а. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 2: общая характеристика и признаки строения груди. Энтомологическое обозрение. 96 (1): 34—63.
- Медведев С. Г. 2016б. Морфологическое разнообразие скелетных структур блох (Siphonaptera). Часть 4: Общая характеристика и признаки строения брюшка. Энтомологическое обозрение. 96 (4): 801—822.
- Hawlana H., Abramsky Z., Krasnov B. R. 2007. Ultimate mechanisms of age-biased flea parasitism. *Oecologia*. 154: 601—609.
- Krasnov B. R., Khokhlova I. S., Oguzoglu I., Burdelova N. I. 2002. Host discrimination by two desert fleas using an odour cue. *Animal Behaviour*. 64: 33—40.
- Khokhlova I. S., Serobyanyan V., Degen A. A., Krasnov B. R. 2011. Discrimination of host sex by a haematophagous ectoparasite. *Animal Behaviour*. 81: 275—281.
- Smit F. G. A. M. 1972. On some adaptive structures in Siphonaptera. *Folia Parasitologica (Prague)*. 19: 5—17.
- Whiting M. F. 2002. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zoologica Scripta*. 31 (1): 93—104.
- Whiting M. F., Whiting A. S., Hastreiter M. W., Dittmar K. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera) and host associations. *Cladistics*. 24: 1—31.

ADAPTATIONS OF FLEAS (SIPHONAPTERA) TO PARASITISM

S. G. Medvedev

Key words: fleas, structure, adaptations to parasitism, morphological types.

SUMMARY

The paper deals with peculiarities of flea structure stipulated by parasitizing on mammals and birds. On the basis of the data on diversity of morphological characters, the leading role of structures of frontal and nototrochanteral complexes in the adaptive evolution of the order Siphonaptera is substantiated. Peculiarities of the pulicoid, ischnopsylloid, palaeopsylloid, and generalized morphological types are analyzed together with examples of narrow morphological specializations. Distribution of fleas of mentioned morphological types between 5 host groups differing in the degree of mobility and association with dwelling in nests and burrows is also analyzed.